ПАРАЗИТОЛОГИЯ, I, 3, 1967

УДК 895.132

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ PORROCAECUM SEMITERES (ZEDER, 1800) (NEMATODA : ASCARIDATA)

В. А. Йыгис

Биологическая станция Зоологического института АН СССР, Калининград

Литературные сведения о некоторых представителях рода *Porrocaecum* Railliet et Henry, 1912 весьма противоречивы. До сих пор еще нет единого мнения о самостоятельности или идентичности видов *P. semiteres* (Zeder, 1800) и *P. heteroura* (Creplin, 1829). Мозговой (1953), Ямагути (Yamaguti, 1961) и многие авторы фаунистических работ считают их самостоятельными видами. Ранее высказывались сомнения в отношении подлинности вида *P. heteroura* (Cram, 1927). Линстов (Linstow, 1884) относил этот вид в качестве синонима к *P. ensicaudatum* (Zeder, 1800), а ряд других авторов (Dujardin, 1845; Baylis, 1922; Карохин, цитирован по Мозговому, 1953; Hartwich, 1959) идентифицировали с *P. semiteres*. Среди перечисленных авторов наиболее обоснованные данные приведены у Гартвиха (Hartwich, 1959). При сравнении типовых экземпляров *P. heteroura* с другими особями *Porrocaecum* из куликов и с имеющимися описаниями вида *P. semiteres* Гартвих не нашел между ними различий. Индентичность *P. semiteres* и *P. heteroura* подтверждается также и нашими данными, полученными при обработке многочисленных сборов нематод рода *Porrocaecum* из птиц Прибалтики и Якутии.

Линстов (1884) отрицал и самостоятельность вида *P. semiteres* и идентифицировал его с *P. ensicaudatum*. По данным наших исследований, как фаунистических, так и экспериментальных, *P. ensicaudatum* и *P. semiteres* — самостоятельные виды, которые по анатомическим признакам четко отличаются уже на III стадии личинки в промежуточном хозяине. Взрослые *P. ensicaudatum* паразитируют у воробьиных птиц, *P. semiteres* — у куликов. Оба вида могут встречаться и у неспецифичных хозяев, но обычно только на личиночных стадиях.

В отношении жизненного цикла видов *Porrocaecum* известно, что промежуточным хозяином для *P. crassum* (Deslongchamps, 1824) и *P. ensicaudatum* служат дождевые черви (Мозговой, 1952; Ryšavý, 1959). Мозговому и Бишаевой (1959) удалось заразить дождевых червей и инвазионными яйцами *P. semiteres* (у этих авторов под названием *P. heteroura*). Развившихся в дождевых червях личинок они скормили уткам и цыплятам, которые не заразились.

Экспериментально мы провели полный цикл *P. semiteres*. Кроме развития яиц in vitro, были получены инвазионные личинки в дождевых червях и ими заражены окончательные хозяева.

Зрелые яйца (предсегментационная стадия) собирались из маток 25 самок *P. semiteres*, обнаруженных у 12 чибисов — *Vanellus vanellus* (L.) и одного турухтана — *Philomachus pugnax* (L.) осенью 1965 г. в Эстонской ССР и летом 1966 г. в Калининградской обл. Длина яиц 0.096—0.14 мм, ширина 0.072—0.088 мм. Яйцевая оболочка толстая; ее наружный слой с неровным крупно-сетчатым рисунком (рис. 1, *1*).

Развитие яиц производилось в покрытых крышечками солонках в тонком слое воды (1—2 мм) при комнатной температуре (19° ±3) в относительной темноте. Дробление яиц одной и той же культуры шло не строго синхронно, и сроки формирования личинок имели колебания в несколько дней. Развитие личинок протекало в следующие сроки. Через 2—4 дня после извлечения яиц из матки происходило деление на 2 бластомера, через 3—6 дней — на 4, через 5—10 дней — на 8, через 8—11 дней — на 16 бластомеров. В дальнейшем бластомеры становились все мельче, и их границы были трудно различимы. На 10—21-й день обнаруживалась стадия «головастика», которая через 2—3 дня превращалась в червеобразного зародыша. Зародыши постепенно вытягивались в длину, а ширина их уменьшалась. Через 2—3 дня, на 21—24-й день развития, в яйцах обнаруживались уже энергично двигающиеся личинки (рис. 1, *2*). Через 1—3 дня движения их прекратились. В возрасте 28—30 дней личинки в яйцах проделывали линьку. Об этом свидетельствовала отслоившаяся у переднего и заднего концов тела тонкая кутикула, которую можно было видеть только после выдавливания личинки из яйца (рис. 1, *3*, *4*).

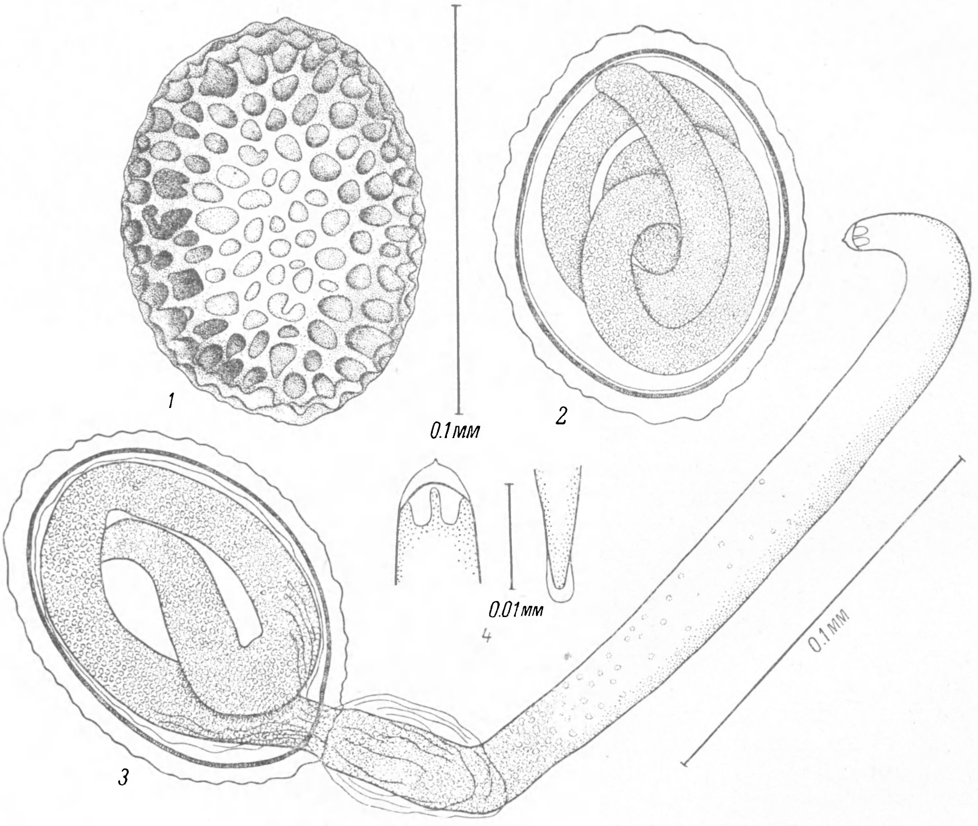

Рис. 1. *Porrocaecum semiteres.*

1 — яйцо, строение наружной оболочки; *2* — яйцо с личинкой I стадии; *3* — личинка II стадии в момент вылупления из яйца; *4* — передний и задний концы личинки II стадии.

В организме промежуточного хозяина из яиц вылупляются личинки II стадии, которые и способны заражать его. Длина личинок II стадии 0.50—0.75 мм, наибольшая ширина 0.016—0.024 мм. На переднем конце у них находится очень маленький светопреломляющий стилет. Под кутикулой по всему телу разбросаны мелкие зерна (желточные?), закрывающие все внутреннее строение личинок.

В наших опытах сроки развития личинок *P. semiteres* оказались более растянутыми, чем это получено Мозговым (1952) для личинок *P. crassum*. По Мозговому подвижные личинки у *P. crassum* образуются при содержании яиц на влажном фильтре или в тонком слое воды через 5 дней, в толстом слое воды 10—11 дней. В этом случае культивирование яиц *P. crassum* проходило при более высокой температуре — 22.0—32.5°. Ришави (Ryšavý, 1959) культивировал яйца *P. ensicaudatum* на влажной фильтровальной бумаге при температуре 20—22° и получил инвазионные личинки на 12—14-й день после извлечения яиц из хозяина. Мозговой и Бишаева (1959) содержали яйца *P. semiteres* на влажном фильтре при температуре 12—20°; подвижные личинки формировались на 20-й день. Так как условия культивирования яиц червей во всех указанных случаях были различными, трудно сравнивать и сроки их развития. Возможно, что одним из факторов, замедляющим развитие личинок в нашем опыте, был меньший доступ кислорода к яйцам, содержащимся в воде, и образование в ней микрофауны и микрофлоры.

Интересно отметить, что выдавливание личинок разного возраста из яиц удавалось не всегда. Личинки, уже достигшие подвижности, но еще не проделавшие линьку, при выдавливании разрушались. Оболочка у таких яиц очень эластичная и трудно разрывается. У яиц, в которых личинки проделали линьку, оболочка разрушалась даже при легком прикосновении к ней, а вышедшая личинка оставалась целой и способной совершать активные движения. Возможно, что инвазионная личинка начинает выделять энзимы, превращающие оболочку яйца в проницаемую, еще до воздействия на нее стимулов со стороны промежуточного хозяина.

Яйца, содержащие инвазионных личинок, примешивались к земле в цветочных горшках, куда были помещены дождевые черви — малый красный червь (*Lumbricus rubellus* Hoffmeister) или навозный червь [*Eisenia foetida* (Savigny)]. Земля в горшках на протяжении всего опыта содержалась во влажном состоянии. Популяции дождевых червей, использованные для опыта, были ранее исследованы и оказались или совсем свободными от представителей рода *Porrocaecum*, или только отдельные их особи были заражены *P. ensicaudatum*.

При вскрытии дождевых червей через 12 дней после нахождения в зараженной почве в их вентральном кровеносном сосуде были найдены молодые, еще не проделавшие линьку после вылупления из яиц личинки. Инвазионные личинки были обнаружены в дождевых червях при вскрытии их через месяц; при этом не все личинки достигали инвазионной стадии. Даже у дождевых червей, вскрытых через 3 месяца, были найдены совсем еще молодые личинки. Так как дождевые черви заглатывают яйца нематод на протяжении некоторого времени, судить о точных сроках развития в них личинок при такой методике нельзя. Из-за ограниченного количества инвазионного материала, имевшегося в нашем опыте, мы не смогли заняться этим вопросом подробнее и в дальнейшем вскрывали дождевых червей только через 2, 3 и 4 месяца. Личинки паразита находились в вентральном кровеносном сосуде, иногда и в поперечных сосудах, чаще всего и в наибольшем числе особей — в передней трети тела хозяина.[1] Молодые навозные черви, развившиеся из коконов, отложенных подопытными червями в цветочный горшок, были тоже заражены. Число личинок у одного экспериментально зараженного дождевого червя колебалось от 1 до 75.

Личинки II стадии, найденные в дождевых червях при вскрытии через 12 дней и даже через 6 недель, не сбросили еще кутикулу от I линьки, происходившей в яйце. Длина таких личинок 0.81—0.91 мм, ширина 0.03—0.04 мм. Пищевод и желудок имеют еще однородную структуру; их контуры едва заметны. Кишечник заполнен желтоватыми зернами (желточные?) и по цвету мало отличается от остальных частей тела. При вскрытии экспериментально зараженных дождевых червей через 6 недель были найдены и личинки более крупных размеров — 1.2—2.4 мм длины. По мере увеличения размеров личинок их кишечник становится темнее и на инвазионной стадии приобретает темно-коричневый цвет.

---

[1] Ришави (1959) пишет, что у экспериментально зараженных дождевых червей личинки *P. ensicaudatum* находились как в вентральном, так и в дорсальном кровеносных сосудах. Мы находили у естественно зараженных дождевых червей личинок *P. ensicaudatum* всегда только в вентральном кровеносном сосуде.

Инвазионные личинки *P. semiteres*, которые мы получали из дождевых червей спустя 2—4 месяца и которыми заражали птиц, имели следующие размеры (рис. 2): длина тела 3.0—4.0 мм, наибольшая ширина 0.09—0.12 мм; длина пищевода 0.30—0.41 мм, желудка — 0.06—0.07 мм; кишечный отросток у них от 0.05 до 0.09 мм в длину. По сравнению с желудком длина кишечного отростка варьирует от немного не достигающего его длины до превосходящего ее в 1.5 раза. Соотношение длины желудка и кишечного отростка — константный признак видов *Porrocaecum*. Оше (Osche, 1959) обратил внимание на то, что такое соотношение устанавливается у червей уже в раннем возрасте. Наши данные измерения личинок *P. ensicaudatum* из естественно зараженных дождевых червей и *P. semiteres* экспериментально зараженных, а также ранних стадий обоих видов из птиц показывают устойчивость этого признака начиная с III стадии. Головной конец у инвазионных личинок окружен валиком, характерным для личинок III стадии вплоть до перехода их в IV уже в организме окончательного хозяина.

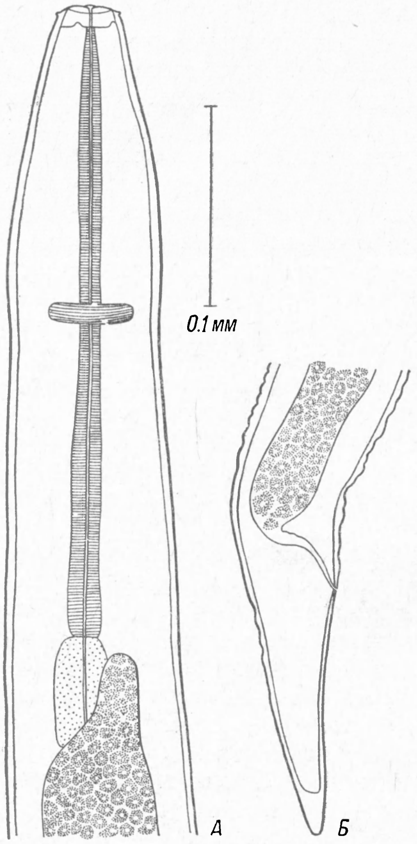

Рис. 2. Инвазионная личинка *Porrocaecum semiteres* (*А* — передний и *Б* — задний концы личинки).

Личинками *P. semiteres*, полученными от экспериментально зараженных дождевых червей, мы заражали скворцов *Sturnus vulgaris* L. Заразить свойственных для этого вида хозяев-куликов нам не удалось из-за трудностей их отлова и содержания. В опытах со скворцами инвазионные личинки *P. semiteres* после извлечения их из дождевых червей были скормлены (вместе с кусочками дождевых червей) птицам, предварительно содержавшимся в неволе. Скворцы были вскрыты через разные промежутки времени после заражения. Результаты этих опытов указаны в таблице. Хотя число подопытных птиц было небольшим, полученные результаты показали, что развившиеся в экспериментально зараженных дождевых червях личинки *P. semiteres* были жизнеспособны и на начальных стадиях продолжали развитие в организме несвойственного им хозяина.

В другой серии опытов скворцы были заражены личинками специфичного для них вида *P. ensicaudatum*, собранными из естественно зараженных больших красных червей *Lumbricus terrestris* L. Скворцов вскрывали в разные сроки, начиная от 4 час. и кончая 2 мес. от момента заражения. В течение первых 4—5 час. инвазионные личинки *P. ensicaudatum* проникали под кутикулу мышечного желудка скворца, где на 2-й день линяли и перешли в IV стадию. У личинок IV стадии происходило формирование гонад, ранее представленных только группой клеток. В этом возрасте (2—5-й день после заражения) личинки мигрировали в двенадцатиперстную кишку и проникали в слизистую ее стенок,[2] где проходили последнюю (IV) линьку и достигали субадультной стадии (V). По мере созревания нематоды переходили из стенки двенадцатиперстной кишки в просвет тонкой кишки (3—4 недели после заражения), где, по-видимому, у них происходит оплодотворение и откладка яиц. Первые яйца у нематод были обнаружены в возрасте 2 мес. Данные по некоторым из этих опытов приведены в таблице.

Экспериментальное заражение скворцов личинками рода *Porrocaecum*

№ опыта	Длительность опыта в днях	*P. semiteres*				*P. ensicaudatum*			
		Число скормленных личинок	Число найденных личинок	Стадия развития	Локализация	Число скормленных личинок	Число найденных личинок	Стадия развития	Локализация
1	7	49	21	IV	Под кутикулой мышечного желудка	50	45	IV	Стенка двенадцатиперстной кишки
2	10	50	6	V	То же	45	12	V	То же
3	11	50	1	V	» »	—	—	—	—
4	10.5—11.5	50+50	2*	IV	Прямая кишка	—	—	—	—
5	13	100	2	V	Стенка двенадцатиперстной кишки, средняя часть тонкой кишки	—	—	—	—
6	14	—	—	—	—	50	20	V	Стенка двенадцатиперстной кишки
7	30	100	0	0	0	50	15	V	Просвет тонкой кишки

Как видно из таблицы, развитие *P. semiteres* у того же хозяина отличается от *P. ensicaudatum*. Так, из 49 личинок *P. semiteres*, скормленных скворцам, через неделю под кутикулой их мышечного желудка было обнаружено только 21 (43%), тогда как в параллельном опыте с *P. ensicaudatum* из 50 скормленных личинок сохранились и продолжали развитие 45 особей (90%). При этом личинки первого вида, развивающиеся в несвойственном для них хозяине, хотя и перешли в IV стадию, но не проделали характерную для этой стадии миграцию в двенадцатиперстную кишку, а оставались под кутикулой мышечного желудка у входа его в кишечник. Опыты показали, что основное количество личинок *P. semiteres* погибает в скворце на III и IV стадии. Интересно, что единичные личинки *P. semiteres*, которые достигали V стадии (см. таблицу, опыты 2 и 3), оставались все еще под кутикулой мышечного желудка. При вскрытии скворцов через месяц после заражения из 100 скормленных личинок *P. semiteres* не было найдено ни одной, тогда как из 50 *P. ensicaudatum* достигло взрослой стадии 15 особей (30%).

Причина столь различной судьбы в организме скворца сравниваемых видов связана с их специфичностью. *P. semiteres* — специфичный паразит куликов и, по-видимому, не может достигать половой зрелости у воробьиных как специфичный для последних *P. ensicaudatum*. Интересно, что личинки *P. semiteres* в скворце проделали одну линьку, но на IV стадии личинки, когда у них происходит формирование половой системы, погибали. Очевидно, половое развитие нематод, как у большинства паразитических червей (Дубинина, 1953, 1964, 1966), протекает в более ограниченных условиях среды (в окончательном хозяине), чем развитие на предыдущих стадиях.

---

[2] По Мозговому (1952, 1953), личинки *P. crassum* переселяются из мышечного желудка сразу в просвет тонкой кишки; внутристеночного развития он не наблюдал.

* Личинки найдены мертвыми перед выходом их из кишечника.

Литература

Дубинина М. Н. 1953. Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 15 : 234—251.

(Дубинина М. Н.) Dubinina M. N. 1964. Ligulidae (Cestoda: Pseudophyllidea) and their evolution. «Nauka», L. : 1—11.

Дубинина М. Н. 1966. Ремнецы (Cestoda: Ligulidae) фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—261.

Мозговой А. А. 1952. Биология Porrocaecum crassum — нематоды водоплавающих птиц. Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, 6 : 114—125.

Мозговой А. А. 1953. Аскаридаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Основы нематодологии, 2 (2). Изд. АН СССР, М. : 1—616.

Мозговой А. и Бишаева Л. 1959. К вопросу расшифровки цикла развития Porrocaecum heteroura (Ascaridata, Anisakidae). Helminthologia, 1 (1—4) : 195—197.

Baylis H. A. 1922. Notes on some parasitic nematodes. III. — Note on two species of Porrocaecum from birds. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, 9 : 499—504.

Cram E. B. 1927. Bird parasites of the nematode suborders Strongylata, Ascaridata and Spirurata. Bull. U. S. Nat. Mus., 140 : 1—465.

Dujardin F. 1845. Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Paris: XVI + 1—654.

Hartwich G. 1959. Die Gattung Porrocaecum. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 35 (1) : 107—147.

Linstow O. 1884. Helminthologisches. Arch. Naturg., 50 (1) : 124—145.

Osche G. 1959. Über Zwischenwirte, Fehlwirte und die Morphogenese der Lippenregion bei Porrocaecum- und Contracaecum-Arten (Ascaridoidea, Nematoda). Z. f. Parasitenk., 19 (5) : 458—484.

Ryšavý B. 1959. Der Entwicklungszyklus von Porrocaecum ensicaudatum Zeder, 1800 (Nematoda: Anisakidae). Acta Vet. Ac. Sci. Hungaricae, 9 (3) : 317—323.

Yamaguti S. 1961. Systema helminthum, III. The nematodes of vertebrates. N. Y.—L. : 1—1261.

THE LIFE CYCLE OF PORROCAECUM SEMITERES (ZEDER, 1800) (NEMATODA : ASCARIDATA)

V. Jõgis

SUMMARY

The identity of *Porrocaecum heteroura* (Creplin, 1829) with *P. semiteres* (Zeder, 1800) and validity of *P. ensicaudatum* (Zeder, 1800) and *P. semiteres* are confirmed. Experimentally the whole life cycle of *P. semiteres* was carried out. Mature eggs were collected from the uterus of nematods found in *Vanellus vanellus* (L.) and *Philomachus pugnax* (L.). Eggs developed in vitro. On 28th—30th day the larvae formed in eggs moulted and reached the invasional stage (larvae II). Earthworms *Eisenia foetida* (Savigny) and *Lumbricus rubellus* Hoffmeister were infested with invasional eggs. In a month invasional larvae (III) were found in them, which were fed to *Sturnus vulgaris* L. In another series of tests *S. vulgaris* was infested with larvae of *P. ensicaudatum*. The birds were dissected after different intervals. Larvae of *P. semiteres* were found to be viable and started to develop in the organism of unusual definitive host. But they had wrong localization and the dominating majority died it the larval stage. *P. semiteres* is a specific parasite of *Charadriidae* and cannot reach sexual maturity in *Passeriformes*.